

Ueber einen Primitivstreif

in der
Area opaca

Lane Medical Library

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde in der gesammten
Medizin

verfasst und einer

Hohen medizinischen Facultät

der

Kgl. bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

unter dem Präsidium des

Herrn Professors Dr. von Kupffer

vorgelegt von

Paul Samassa

Cand. med. aus Laibach in Krain (Oesterreich).

München 1890.

Buchdruckerei von M. Ernst.

Ueber einen Primitivstreif

in der
Area opaca.

Inaugural-Dissertation

zur

**Erlangung der Doctorwürde in der gesammten
Medizin**

verfasst und einer

Hohen medizinischen Facultät

der

Kgl. bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

unter dem Präsidium des

Herrn Professors Dr. von Kupffer

vorgelegt von

Paul Samassa

Cand. med. aus Laibach in Krain (Oesterreich).

München 1890.

Buchdruckerei von M. Ernst.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Mit der Anfertigung einer Reihe von Flächenpräparaten über die Entwicklung des Hühnchens beschäftigt, spielte mir der Zufall eine Keimscheibe in die Hände, welche den eigentümlichen Befund einer Primitivrinne ausserhalb der Area pellucida in der Area opaca bot.

Als ich mich über diesen Befund in der Literatur zu orientieren suchte, fand ich, dass bisher erst zwei Fälle, welche mit diesem einige Aehnlichkeit zu haben schienen, bekannt sind; ferner glaubte ich, dass dieser Befund einige Aufklärung über den viel umstrittenen Punkt der Bedeutung des Primitivstreifens und der Primitivrinne bieten könne, und so übergebe ich die Beschreibung dieses Falles der Oeffentlichkeit und gebe im Anschlusse daran die Folgerungen, welche ich aus demselben ziehen zu müssen glaube.

Das Ei, dem die Keimscheibe entnommen war, wurde bei der subnormalen Temperatur von 34—35° C. etwa 50 Stunden bebrütet. Sie wurde hierauf mit Salpetersäure nach der üblichen Methode gehärtet. Da ich sie ursprünglich als Flächenpräparat verwenden wollte, so färbte ich sie nach einer Methode, die für Flächenbilder sehr brauchbare Präparate lieferte; bei Zerlegung im Querschnitte jedoch eine etwas schwache, nichts destoweniger aber distincte Kernfinktion aufwies. Ich benützte zur Färbung den Bodensatz einer Ehrlich'schen essigsäuren Hämatoxylinlösung, welcher in so viel Wasser gelöst wird, dass die Lösung eine etwa weinrote Färbung hat. In derselben liess ich die Keimscheibe 24 Stunden liegen, brachte sie dann in eine Lösung von 0,50/o Salzsäure auf 500/o Glycerin und 500/o Wasser. Hier bekam dieselbe eine hellrote Färbung. Von hieraus brachte ich sie in Wasser, dem einige Tropfen Ammoniak beigesetzt waren, wo sie dann eine schöne blaue Färbung erhielt. Dann wurde sie nach bekannten Methoden be-

handelt, mit His' Embryographen bei 15facher Vergrößerung gezeichnet, sodann mit dem Mikrotom in Schnitte von 0,01 mm Dicke quer zur Richtung der Primitivrinne zerlegt.

Gehen wir nun zur Betrachtung der Keimscheibe von der Fläche aus über, deren Bild Fig. 1 gibt, so sehen wir eine Scheibe von annähernd kreisförmiger Gestalt mit dem Durchmesser von 6,7 mm. Ziemlich in der Mitte dieser Scheibe liegt ein heller Schild von 1,7 mm Durchmesser, die Area pellucida s. embryonalis. Dieselbe ist allseitig sehr scharf gegen die Area opaca abgegrenzt. Unterhalb der Area pellucida findet sich in der Area opaca ein etwas hellerer, unregelmässig gegen die Umgebung abgegrenzter Fleck, in dessen Mitte sich der Primitivstreifen mit Primitivrinne befindet.

Derselbe besitzt, soweit er hier sichtbar ist, eine Länge von 0,7 mm und besteht aus zwei Wülsten, welche vorne im Bogen in einander übergehen und zwischen sich eine Rinne fassen, welche vorne eine kleine Ausbuchtung zeigt. Bei stärkerer Vergrößerung zeigten die Wülste ein streifiges Aussehen, etwa solcher Art, wie es gewöhnlich die Medullarwülste bieten. Aus der Flächenansicht allein war es unmöglich, zu entscheiden, ob es sich hier um Primitivrinne oder um Medullarrinne handle, und es mussten erst die Querschnitte darüber Aufklärung bringen.

Sonst war die ganze Area opaca gleichmässig tingirt, von zahlreichen Dotterelementen erfüllt und liess sich trotz aufmerksamer Betrachtung nirgends etwas von diesem Typus Abweichendes finden. Ich erwähne dies besonders deshalb, weil die Betrachtung der Querschnitte ergeben wird, dass sich hinter der Rinne noch ein Primitivstreif befindet, der sich randwärts fortsetzt. An das Ende des Streifens schliesst sich unter stumpfem Winkel eine Rinne an, die sich bis nahe an den Rand des Blastoderms erstreckt, denselben aber nicht ganz erreicht. (Fig. 2.) Trotz der durch die Querschnitte über allen Zweifel gesetzten Existenz dieser Gebilde am Ende der Primitivrinne fand sich doch bei der Flächenbetrachtung des Präparates nicht eine Andeutung davon und legt dies die Vermuthung nahe, dass Befunde ähnlicher

Art vielleicht häufiger sind, als man glaubt; bei Flächenpräparaten jedoch, wie in diesem Falle nicht zu sehen sind, während andererseits Querschnittsserien gewöhnlich nicht bis in diese Region geführt werden. Wenden wir uns zur Betrachtung der Querschnitte. Ich schicke hier voraus, dass ich die Nomenklatur in der von Kupffer (18) angewandten Weise gebrauche. Ich will mit denjenigen beginnen, welche am Rande des Blastoderms hinter dem Primitivstreif liegen und noch keine Spur eines solchen zeigen. Fig. 3 stellt einen solchen dar. Wir finden hier das Blastoderm in einer kontinuierlichen Schichte platter Zellen; unter demselben die Elemente des Keimwells: zahlreiche Dotterelemente, sowie auch parablastische Zellen, welche aufwärts gegen das Blastoderm zu streben scheinen; von einer Paradermschicht findet sich keine Spur. Fünf Schnitte nach dem abgebildeten finden wir das erste Erscheinen einer Rinne. Es tritt nämlich im Präparat links eine starke Verdickung des Blastoderms gegen den Dotter hin auf. Oben macht sich eine leichte Einsenkung bemerkbar; diese Einsenkung vertieft sich in den folgenden Schnitten. Sie liegt im Blastoderm, welches um sie herum stark nach allen Seiten wuchert. Gleichzeitig rückt dieselbe immer mehr gegen die Mitte, so dass diese Bilder auf die Fläche übertragen, eine von aussen schief nach innen laufende Rinne geben würden. Fig. 4 stellt den 13. Schnitt vor dem Schnitt von Fig. 3 dar. Beachtenswert ist, dass die Zellwucherung links stärker ist als rechts, denn da die linke Seite des Schnittes das Vorn des vorhergehenden Schnittes, die rechte das Hinten der Nachfolgenden ist, so ist hiermit erwiesen, dass die Zellwucherung nach vorne stärker ist, als nach rückwärts.

Im weiteren Verfolge der Schnitte rückt die Einsenkung immer mehr gegen die Mitte. Im 4. Schnitt nach dem in Fig. 4 abgebildeten ist die Einsenkung vollständig verschwunden, während die Zellwucherung persistirt; im 6. Schnitte tritt die Einsenkung wieder auf, um hierauf im 14. Schnitte am hinteren Ende des Primitivstreifen zu endigen. Constant bleibt die Zellenmasse auf der linken Seite stärker bis zu dem Punkte, wo die Einsenkung den Primitivstreifen

erreicht hat, wo die Wucherung symmetrisch und mit dem Verschwinden der Einsenkung zum Primitivstreifen selbst wird.

Fig. 5 gibt die Abbildung des 10. Schnittes. Die Zellwucherung hat hier nicht mehr dieses compacte Aussehen, wie in 4 und man sieht auch bereits, wie dieselbe auf der rechten Seite sich auflösend zwischen Parablast und Ectoderm einschiebt. Unbeschadet dessen findet jedoch am Rande die Bildung des Paraderm aus dem Parablast statt.

In den weiteren Schnitten wird die Rinne immer enger, um endlich ganz zu verschwinden. Vorher zeigt sich noch auf der rechten Seite des Schnittes eine Verdickung des Blastoderms mit einer Einsenkung, welche offenbar der auf der linken Seite entspricht, jedoch bedeutend schwächer ist; die Zellen derselben sind viel dichter gelagert und zeigen keinerlei flügel förmige Ausstrahlung; nach zwei weiteren Schnitten ist dieselbe wieder verschwunden. Dort wo die Rinne aufhört, finden wir einen wohl ausgebildeten Primitivstreif; derselbe besteht aus einem lockeren Gefüge von Zellen, welche vom Blastoderm ausstrahlen; eine ein- bis zweischichtige Reihe von Zellen, welche durch Fortsätze lose mit einander zusammenhängen, schiebt sich zwischen Blastoderm und Parablast. Von einer Vertiefung im Primitivstreif findet sich keine Spur. Fig. 6 gibt das Bild eines derartigen Schnittes. Durch eine Reihe von Schnitten ändert sich nichts in diesem Bilde, bis sich eine seichte Einsenkung, als die erste Andeutung der Primitivrinne, bemerkbar macht. In den weiteren Schnitten vertieft sich diese Rinne immer mehr und gleichzeitig bilden sich zwischen Parablast und Blastoderm beiderseits Spalträume, in die die flügel förmigen Zellstränge vom Primitivstreif her, hineinwuchern. (Fig. 7).

Eine Reihe von weiteren Schnitten bietet wesentlich dasselbe. Die Primitivrinne vertieft sich immer mehr, infolge dessen bilden sich die Knickungswinkel gegen das Blastoderm immer mehr aus; aus denselben strahlen die flügel förmigen Fortsätze, welche immer stärker werden; auch die bei Beschreibung der Fig. 6 erwähnten Spalträume

nehmen an Grösse immer mehr zu. Ausserdem hat sich auch das Blastoderm in der Umgebung der Primitivrinne bedeutend verdickt, nimmt gegen den Rand zu an Dicke wieder ab und bildet dort, wo es wieder unmittelbar an den Parablast grenzt, eine dünne einschichtige Zellenlage. Fig. 8 zeigt diese Verhältnisse.

Schliesslich kommen wir zu dem bogenförmigen Uebergang der Primitivwülste, welcher sich natürlich am Querschnitt als knopfförmige Verdickung (Fig 9) darstellt. Auch hier strahlen noch aus den Winkeln Zellen, jedoch bedeutend spärlicher als auf vorhergehenden Schnitten. Nach weiteren zwei Schnitten, die noch durch diesen Verbindungsbogen gehen, hat, da sich ein Kopffortsatz oder etwas dem Entsprechendes nicht findet, der Complex der Erscheinungen, die wir betrachtet haben, sein Ende erreicht, und wende ich mich nun zu einer Frage, welche ich bis jetzt absichtlich übergangen habe, da sich dieselbe im Zusammenhange besser besprechen lässt. nämlich: Ob sich ein Paraderm vorfindet und welche Verhältnisse dasselbe bietet?

In dem Schnitte, den Fig. 4 wiedergibt, finden sich unter der Blastoderm-Verdickung nur wenige Dotterpartikel, jedoch keine Parablastzellen, welche gegen den Rand zu sehr häufig sind. Alle Zellen unter der Verdickung sind im deutlichen Zusammenhang mit dem Blastoderm und gibt es also hier nichts, was sich als Paraderm deuten liesse.

Dasselbe Verhältniss findet sich auch in Fig. 5 und 6 und erst in Fig. 7 finden sich unter dem Primitivstreifen einige Zellen, welche mit der Wucherung des Primitivstreifens keinen Zusammenhang zeigen und als erste Anlage des Paraderms in dieser Gegend aufgefasst werden können. In Fig. 8 wird das Verhältniss endlich deutlich, es findet sich unter der Primitivrinne eine continuirliche Zellenlage, welche seitlich in den Parablast übergeht.

Wir gehen nun zu den Schnitten, welche über den Primitivstreifen gegen die Area pellucida zu liegen. In den ersten derselben finden sich in der Mitte einige Zellen, welche offenbar den Durchschnitt durch einen schwachen

Zellenstrang darstellen, welcher von dem vorderen Rande der Primitivrinne gegen die Area pellucida hin ausstrahlt. Nach wenigen Schnitten ist derselbe bereits verschwunden. Das Blastoderm ist nun so wie früher zu den Seiten des Primitivstreifens, auch in der Medianlinie verdickt und die Spalträume, welche sich früher zu beiden Seiten des Primitivstreifens befanden, sind naturgemäss zu einem einzigen Spaltraume geworden, welcher sich zwischen Blastoderm und Paraderm befindet und dort sein Ende nimmt, wo der Parablast wieder dem Blastoderm anliegt. Das Paraderm bildet hier eine mehrzellige Schichte und geht seitlich in den Parablast über; später tritt jedoch der Parablast auch unter das Paraderm, die Form desselben wird dadurch jedoch nicht beeinflusst; es liegt als circa 2 zellige Schichte auf dem Parablast. Fig. 10 zeigt die Hälfte eines Schnittes, der das ersichtlich macht. Es erweist sich also auch aus den Querschnitten, dass die eigentliche, central liegende Area pellucida vollständig getrennt ist von dem helleren Hof, der die Primitivrinne umgibt. Die Schnitte durch den unteren Teil der Area pellucida ergeben, dass der Spalt zwischen Blastoderm und Paraderm noch vorhanden ist; die Verdickung des Blastoderms nimmt allmählig ab: das Paraderm besteht aus einer ein-, manchmal zweischichtigen Zellenlage und geht in den Randwulst über. Fig. 11 kann über die Situation orientieren. In der vorderen Hälfte der Area pellucida ist der Spalt verschwunden, die Blastodermverdickung gleichfalls; das Blastoderm besteht aus einer einfachen Schichte cubischer Zellen. Das Paraderm zeigt nun auch ein anderes Bild: es ist fast durchwegs mehrschichtig, bildet zahlreiche Vorsprünge und kugelförmig zusammengeballte Zellen. Der Keimwall der dem Primitivstreifen entgegengesetzten Seite bietet nichts ungewöhnliches.

Ich habe mich im Vorstehenden einer möglichst objektiven Darstellung befleissigt und die Benennung der Gebilde, soweit nicht ein Zweifel ausgeschlossen war, vermieden. Ich will nun noch kurz zusammenfassen, was wir vorfanden (Fig. 2):

1. Nahe dem Rande des Blastoderms eine Rinne, welche mit kurzer Unterbrechung schief nach vorne läuft und am Ende des Primitivstreifen aufhört.
2. Auf der andern Seite eine viel schwächere Rinne, welche kaum $30\ \mu$ lang, bald verschwindet, ohne den Primitivstreifen zu erreichen.
3. Von dieser Rinne ausgehend eine Zellwucherung, hauptsächlich in der Richtung des Primitivstreifs.
4. Einen Primitivstreif, der eine immer tiefer werdende Einsenkung bekommt und dadurch zur
5. Primitivrinne wird.
6. Zu beiden Seiten der Primitivrinne eine Verdickung des Blastoderms, welche auch noch vor der Primitivrinne persistirt und beiläufig bis in die Mitte der Area pellucida reicht.
7. Vor der Primitivrinne die Area pellucida, von der Umgebung der Primitivrinne durch einen Streifen Keimwall scharf geschieden und nur aus Blastoderm und Entoderm bestehend.
8. Das Paraderm endlich zeigt folgendes Verhalten: unter der sub 1 erwähnten Rinne finden sich keine Zellen, welche sich als solches deuten liessen. Dergleichen im randständigen Theil des Primitivstreifens. Von der Randgegend gegen die Mitte fortschreitend, fanden wir unter demselben lose Zellen, welche sich immer mehr zu einer continuirlichen Schichte zusammenfügen, um endlich unter der Primitivrinne eine solche zu bilden. Dieselbe ist unter der Primitivrinne einschichtig und centralwärts gegen die Area pellucida zu zwei- oder mehrschichtig, um schliesslich im oberen Theil derselben die regelmässige Anordnung ihrer platten Zellen mit einer mehr unregelmässig mit Wucherungen versehenen Gestalt zu vertauschen.

Nachdem der vorliegende Fall zweifellos einer Erklärung durch eine der über die Entwicklung der Vögel aufgestellten Theorien bedarf, es hier jedoch meine Aufgabe nicht sein kann, seine Beziehungen zu Allen zu erörtern, so wende

ich mich gleich derjenigen zu, welche, wie ich glaube, einerseits meinem Befunde eine gute Erklärung gibt, andererseits durch denselben eine neue Stütze erhält. Es ist dies die von Kupffer (18) vorderhand erst in grossen Zügen aufgestellte Theorie. Während die meisten anderen Naturforscher zur Lösung dieser Frage die Fische, Teleostier und Selachier, verhältnissmässig doch entfernte Verwandte der Vögel heranzogen, griff Kupffer zum nächstliegenden, zu den Reptilien.

Er wies nach, dass bei denselben, nachdem das Blastoderm den Dotter bis zu einem gewissen Punkt, ja bei manchen fast ganz umwachsen hat, sich am künftigen Schwanzende des Embryo eine Einstülpung bildet und er homologisirt dieselbe dem Urmund.

Als weitere Stütze der Behauptung wies er nach, dass dies die Bildungsstätte des Mesoderms sei und fand auch zum Beispiel bei Schlangen die Form des Urmunds nicht kreisrund, sondern zum Teil in seitliche Rinnen ausgezogen. Der Vorgang ist hier ein vollkommen klarer und deutlich ausgeprägter, nicht so bei Vögeln. Es findet auch hier, jedoch weitaus seltener, die Bildung eines Prostomas statt, desgleichen die Bildung von seitlichen Rinnen, welche Kupffer von ähnlichen Bildungen bei Reptilien ausgehend, Sichelrinnen nennt. Dafür tritt hier in der Axe der künftigen Embryonalanlage ein Gebilde auf, von dem die Reptilien nur Andeutung bieten, Primitivstreif und Primitivrinne, und diese sind die Bildungsstätte des Mesoderms.

Vergleichen wir diese Vorgänge mit den Vorgängen bei den Reptilien, so finden wir, dass hier wie dort vom Prostoma aus die Mesodermbildung stattfindet, dass sich jedoch bei Vögeln zu diesem Zwecke ein weitaus zweckmässigeres Organ ausgebildet hat, der Primitivstreif, welcher als der wichtigste Teil dieser Bildung die ursprüngliche Anlage, nämlich Prostoma und dessen seitliche Rinnen immer mehr in den Hintergrund drängt; der Natur der Sache nach tritt aber diese Bildung als atavistische mehr minder häufig und ausgeprägt auf. Am häufigsten fällt wohl die Bildung eines Prostomas weg; ist in einem solchen Falle eine Sichel-

rinne vorhanden, so ist als idealer Platz derselben die Kreuzungsstelle der Sichelrinne mit dem Primitivstreifen zu denken, und ist dieses auch die Stelle, an der sich später der neurenterische Kanal bildet.

Wenden wir nun die hier dargelegte Theorie auf den uns vorliegenden Fall an, so glaube ich, dass wir die hinter dem Primitivstreifen liegende Rinne als Sichelrinne — Kupffer — ansprechen können. Ich gebe gerne zu, dass dieser Name, der an die Form des Gebildes bei Reptilien anknüpft, bei Vögeln die Vorstellung dieser Form nicht erwecken darf; in unserem Falle hat ja die Rinne durchaus keine Ähnlichkeit mit einer Sichel und dies ist wohl ein sehr häufiger Fall. Thatsächlich kommen derartige Rinnen in allen möglichen Formen vor und besitze ich selbst eine Reihe von Flächenpräparaten, die dies zeigen. Wenn wir jedoch auf die vor uns liegende Erklärung dieser Bildungen blicken, so ist dies ja wohl auch nicht anders zu erwarten. Es sind ja dies atavistische Bildungen, welche nicht immer auftreten und für die Bildung des Mesoderms eine nur geringe Bedeutung haben. Kurzum es sind rudimentäre Bildungen, welche als solche schon Tendenz haben zu variiren. Auch in unserem Falle wird es uns daher vollkommen begreiflich erscheinen, dass die Rinne sich nur auf einer Seite findet, während die andere nur eine Andeutung derselben zeigt, die den Primitivstreifen gar nicht erreicht; es wird uns ferner auch nicht wundern, dass die Rinne durch zwei Schnitte hindurch unterbrochen ist. Man könnte mich nun fragen, was mir denn die Berechtigung gibt, eine derartige unscheinbare und unregelmässige Bildung als Sichelrinne zu deuten und nicht ganz einfach als eine bedeutungslose Faltenbildung, wie solche ja wohl manchmal im Bereiche der Area opaca vorkommen mögen?

Ich glaube, dass hier das Verhalten des Mesoderms das Entscheidende ist. Denn unter allen Umständen ist die Bildungsstätte des Mesoderms dem Urmundrand homolog zu setzen. In unserem Falle geht aber zweifellos von dieser Rinne Mesodermbildung aus und dies ist hier das Wesentliche. Sie ist also ein Teil des Urmundes und zwar der-

jenige, den Kupffer Sichelrinne nennt. Die vor der Sichelrinne gelegenen Gebilde dürften als Primitivstreif und Primitivrinne wohl keine Anzweiflung erfahren. Bei der Flächenansicht hätte die Primitivrinne wohl die Deutung als Medullarrinne zugelassen; die Querschnitte jedoch ergeben die Entstehung des Mesoderms aus den Winkeln und damit ist die Bedeutung als Primitivrinne wohl zweifellos.

Die sub 6 erwähnte Verdickung des Blastoderms neben und vor der Primitivrinne, welche auf Fig. 9 und 10 ersichtlich ist, halte ich für Medullarplatte, also die erste Anlage des Embryo. Es ist klar, dass jede weitere Zunahme dieser Verdickung zur Faltenbildung führen musste, dies wären die Medullarwülste, welche die Primitivrinne seitlich auch umfassen würden, wie man dies ja auch bei normaler Entwicklung so häufig sieht.

Wir haben in vorstehenden Erörterungen die Randstellung des Primitivstreifens ganz bei Seite gelassen, und lediglich die Entstehung der Gebilde als solche betrachtet; wir sind zu einigen Resultaten gekommen, wie ich glaube, hauptsächlich deshalb, weil die Vorgänge dadurch, dass sie sich im Keimwall abspielten, klarer und übersichtlicher geworden sind. Wenn ich mich nun der Frage nach der abnormen excentrischen Anlage des Primitivstreifens zuwende, so muss ich zunächst die Litteratur ähnlicher oder scheinbar ähnlicher Fälle behandeln. Sie ist spärlich genug: Der eine Fall wurde von Kupffer (18) beschrieben, ein zweiter Fall von C. O. Whitmann (15), der übrigens auch des ersten Erwähnung thut.

Was den von Kupffer beschriebenen Fall anlangt, so handelt es sich hier um eine ziemlich defekte Keimscheibe an der nur ein Ring um die Area pellucida und von da aus ein Streifen bis zum Rande des Blastoderms erhalten war, während die Area pellucida selbst fehlte. In diesem Streifen fand sich nun eine lineare Verdickung, welche die Area pellucida nicht erreicht, andererseits aber vor dem Rande der Keimscheibe in zwei parabolastische Wülste übergeht; an dieser Stelle streicht das Ectoderm über dieselben hinweg; in die Verdickung schien Kupffer auch das Ectoderm einzugehen. Diese Beobach-

tungen wurden an einem Präparate gemacht, das sich im Besitze des Herrn Böhm befand; derselbe hatte nun die grosse Freundlichkeit, mir dasselbe zu überlassen. Das Präparat war in Canadabalsam eingelegt und bereits über zehn Jahre alt. Ich legte es auf 12 Stunden in Cloroform, um das Deckglas zu entfernen, hierauf bettete ich das Objekt in Paraffin ein und zerlegte es mit dem Mikrotom in Querschnitte. Es ergab sich daraus, dass die Verdickung durchaus aus Parablast besteht und dass das Ectoderm in der Verdickung nicht mit eingeht. Fig. 11 gibt das Bild eines Durchschnittees aus der Gegend, wo die beiden parablastischen Wülste zusammentreten. Man sieht hier eine starke parablastische Verdickung, über die das Ectoderm hinwegstreicht. Fig. 12 gibt den Durchschnitt durch die lineare Verdickung; den zipfelförmigen Fortsatz auf der rechten Seite halte ich für ein durch den langjährigen Druck des Deckglases erzeugtes Artefact; es dürfte also ursprünglich eine warzenförmige Verdickung gewesen sein. Man sieht hier das plattgedrückte Ectoderm, welches über die Verdickung, welche vollständig von Parablast erzeugt wird, hinwegstreicht. Von einem Gebilde, das etwa einem Primitivstreif homolog ist, kann da nicht die Rede sein; aber auch der Deutung, die Kupffer der Sache allerdings mit Reserve gegeben, kann ich mich nicht anschliessen. Er meint nämlich, dass dieser Streif ein Rudiment der hinter dem Prostoma gelegenen Verwachsungsraphe der Selachier sei; ich kann dieser Auffassung aus dem Grunde nicht bestimmen, weil das Ectoderm in die Bildung nicht eingeht und das wäre in diesem Falle doch das Wesentliche. Ich selbst kann der Sache keine Deutung geben und muss dieselbe bis auf weiteres als eine unerklärliche Missbildung betrachten, die jedoch keineswegs in irgend einer Beziehung zu dem von mir im Vorstehenden beschriebenen Falle steht.

Ich komme nun zu dem Falle Whitmanns (15). Derselbe beschreibt eine Keimscheibe, in deren Mitte sich die Area pellucida befindet, in derselben eine Primitivrinne mit Kopffortsatz; dieselbe geht dann unter einem Winkel von 110° in einen helleren unregelmässigeren Streifen über, der durch die Area opaca bis zum Rande des Blastoderms geht

und hier in einer Einbuchtung endet. Whitmann stellt nun diesen Fall mit dem Falle Böhm's, den er aus eigener Anschauung kannte, bevor ihn noch Kupffer publicirt hatte, zusammen, obwohl zwischen diesen beiden Fällen gerade in einem wesentlichen Punkte eine grosse Verschiedenheit besteht: denn während der Streif, der bei ihm die Area opaca durchzieht, heller ist, als die Umgebung, ist er im Falle Böhm gegen die Umgebung tief dunkel tingirt. Offenbar ist also der Streif in seinem Falle auf einen Substanzdefekt zurückzuführen, während er im Falle Böhm, wie ja auch im Vorstehenden nachgewiesen wurde, durch eine Verdickung zu Stande kam; Ferner gibt Whitmann an, dass im Falle Böhm in der Area pellucida ein Primitivstreif sich vorfinde und zwar in der Verlängerung des Streifens in der Area opaca; dem gegenüber versichert mir Herr Böhm, dass seine Keimscheibe von allem Anfang an schon defekt war und die Gestalt besass, wie sie von Kupffer abgebildet worden ist; es muss also diese Behauptung Whitmann's auf einem Missverständniss beruhen.

Whitmann knüpft nun an seinen Fall eine theoretische Erörterung an und sucht mit demselben die Ansichten Rauber's gegen diejenigen Balfours zu verteidigen. Wenn ich aber bedenke, welche Ueberraschungen mir der Fall Böhm's geboten, ferner auch, wie wenig klar der meinige als Flächenpräparat war, so glaube ich wohl sagen zu können, dass sich der Fall Whitmann's in seiner jetzigen Form zu einer theoretischen Erörterung wenig eignet; wir wissen ja gar nicht, was der helle Streif in der Area opaca histologisch repräsentirt. Sollte hierin Klarheit geschaffen werden, so müsste sich wohl Prof. Whitmann entschliessen, sein Präparat ebenso in Querschnitte zu zerlegen, wie ich es mit dem Böhm's gethan habe. Vorderhand muss es aber zweifelhaft erscheinen, ob der Fall überhaupt mit dem meinigen in Beziehung zu setzen ist.

Um nun zu einem Schlusse über die Bedeutung der Randstellung des Primitivstreifens in meinem Falle zu gelangen, sei es mir hier gestattet, einen kurzen Ueberblick

über den Stand der Frage der Bedeutung des Primitivstreifens zu geben, die im engsten Zusammenhange mit der Randstellung desselben einerseits und mit dem Vorgange der Gastrulation andererseits steht.

Der erste, der dieser Frage näher trat, war Rauber (3. 4. 5. 6. 10. 11. 13.). Er ging bei der Lösung derselben (5) von den Knochenfischen aus, wobei er hauptsächlich die diesbezüglichen Untersuchungen von His zu grunde legt. Nach His (2) sollte sich der Embryo dadurch bilden, dass sich die Ränder der Keimscheibe an irgend einem Punkte der Peripherie aneinanderlegen und so symmetrisch den Embryonalkörper bilden, indem die Keimscheibe immer mehr das Ei umwächst; es muss also bei diesem Aneinanderlegen der Kopf zuerst entstehen und successive erst der übrige Körper. His gibt auch die dieser Vorstellung entsprechende schematische Zeichnung, auf der das Ei in Zonen eingeteilt ist und jede dieser Zonen einerseits ein zeitlich späteres Stadium, andererseits ein räumlich vom Kopfe weiter entferntes Stück des Embryonalkörpers darstellt. Den Rand des Blastoderms hält Rauber für den Urmund und durch das Aneinanderlegen der Urmundränder soll sich der Embryo bilden.

Von den Teleostiern her sucht er nun das Verständniß der Bildungen bei den Vögeln zu gewinnen. Es ist hiebei wohl von vornherein klar, dass dieser Vergleich nur insoweit Berechtigung hat, als es sich um ähnliche durch den meroblastischen Typus der Eier geschaffene Verhältnisse handelt, nicht aber etwa um phylogenetische Verhältnisse; denn Teleostier und Vogel sind nicht in phylogenetische Beziehung zu setzen. Die an die Ganoiden anschliessenden, paläontologisch relativ jungen Teleostier, deren erste Spuren in der Trias auftreten (vgl. Zittel, Handb. der Palaeontologie. Bd. III. S. 255), bilden einen frei auslaufenden Zweig des Vertebraten-Stammbaumes, während die Ahnenreihe der Vögel durch die Reptilien bis in paläozoische Perioden (Perm) hinaufreicht.

Die Beschaffenheit des Eies aber, ob meroblastische, ob holoblastische, ist nicht von der Stammesverwandtschaft

abhängig und bedingt nicht den Grad der Uebereinstimmung in den fundamentalen Entwicklungsvorgängen. Die Beschaffenheit des Eies ist überhaupt nur eine Anpassung an äussere Verhältnisse: in dem Augenblicke, wo für die Entwicklung eine so grosse Dotterbeigabe nicht mehr notwendig ist, wird durch die natürliche Zuchtwahl dieser Verschwendung wieder Einhalt gethan und es tritt wieder der holoblastische Typus an die Stelle des meroblastischen.

Rauber glaubt aber in der Entwicklung der Vögel Vorgänge gefunden zu haben, welche ihn dazu berechtigen, für dieselben denselben, wenn auch etwas modificirten Typus anzunehmen, wie bei den Teleostiern. Er sieht auch hier in der Umwachsung des Dotters durch die Keimhaut den Gastrulationsvorgang und in den Keimhauträndern die Urmundränder. »Die Umwachsung des Entoderms durch das Ectoderm, die sogen. Epibolie führt zur Bildung einer colossalen Amphi-Gastrula« (3). In Bezug auf die Bildung des Primitivstreifens unterscheidet er zwei Typen, die Conjunction und die Disjunction, wobei die erstere darin besteht, (6) »dass zwei vorher getrennte, unter Umständen weit von einander abliegende Keimstreifen durch Aneinanderrücken sich miteinander verbinden und durch diese Verbindung den Primitivstreifen darstellen,« während bei der letzteren (6) »eine zusammenhängende Substanzplatte, welche mit ihrer Basis an den Urmund und Randwulst grenzt, mit ihrem vorderen abgerundeten Ende sich vom Randwulst mehr oder weniger entfernt, durch eine in der Längsaxe der Substanzplatte, auf den Randwulst senkrecht gestellte, mehr oder minder tiefgreifende Einfaltung in zwei symmetrisch gelegene Keimstreifen sich trennt.« Jedoch (6) »erscheint die disjunctive Form der Primitivstreifbildung überhaupt nicht rein und ungemischt, sondern die conjunctive Form bildet einen mehr oder minder ausgedehnten hinteren Teil des Embryo. Beide Formen stellen demnach keine absoluten Gegensätze dar, sondern gehen unmittelbar in einander über.«

Als hauptsächlich disjunctive Entwicklungsformen führt er die Vögel an, als hauptsächlich conjunctive die Knochen-

fische und Haie. Nachdem er weiters die Tierclassen betrachtet, in denen beide Typen gemischt vorkommen, gelangt er zu dem Schlusse, (6) »dass sich wirkliche und scharfe Grenzen zwischen den extremen Formen nicht aufstellen lassen, dass vielmehr die conjunctive in die disjunctive und letztere in erstere übergehen und keinen wesentlichen Unterschied begründen.« »Es lassen sich demgemäss nicht blos disjunctive mit disjunctiven, conjunctive mit conjunctiven Formen des Primitivstreifens unmittelbar vergleichen, sondern auch disjunctive mit conjunctiven und umgekehrt; diejenige des Hühnchens z. B. unmittelbar mit jener eines Knochenfisches u. s. w.« Von diesen allgemeinen Sätzen über die Bildung des Primitivstreifens ausgehend, erklärt er die Primitivrinne als (3) »die Fortsetzung der Urdarmhöhle auf dem Rücken der Keimscheibe; da diese Fortsetzung nur von einer Stelle der Peripherie der Keimscheibe aus erfolgen kann, muss die Primitivrinne randwärts liegen.« Da aber die Primitivrinne bei den Vögeln nicht am Rande liegt, so meint Rauber, die Primitivränder seien (3) »ein nach vorn gezogener Abschnitt des grossen ursprünglichen Urmundrandes, zu dessen Peripherie auch sie gehören. Beim Hühnchen würde demnach nur ein Teil des Urmundrandes als Embryonalanlage auftreten.« Dieser Auffassung Rauber's des Keimhautrandes und der Primitivrinne trat vor Allem Kupffer (18) entgegen. Nachdem ich seine Ansichten schon früher in ihren Grundzügen dargestellt habe, erübrigen mir hier nur noch einige Ergänzungen. Er sagt: »Es liegt auf der Hand, dass der Process der Gastrulation bei den Reptilien selbst im Vergleich mit den Batrachiern, geschweige denn mit Amphioxus den Dimensionen und der Bedeutung nach zurücktritt. Mit der Zunahme des Nahrungsdotters, der innerhalb des umschliessenden Blastoderms das Material zu steter Zellenbildung liefert, wird die Einstülpung von Zellen des Blastoderms entbehrlich und dieser Vorgang erfährt eine Rückbildung.« »So ist auch bei den Reptilien der Anteil des eingestülpten Blastoderms an der Bildung des Darmrohrs nur beschränkt und betrifft allein den hinteren Abschnitt des Darmes. Die ontogenetische Bedeutung des

Processes liegt mehr nach einer anderen Seite, nach der Seite der Bildung des Mesoderms.« Auf die Vögel übergehend meint er, dass hier »die Gastrulationsbildung in noch höherem Grade rudimentär sei, als bei den Reptilien.« Er meint ferner, dass die Primitivrinne der Vögel, die der Entwicklung des Mesoderms dient, zum Urmunde gehört, eine flache mediane Fortsetzung der Gastrulaeinstülpung darstellend.« Bezugnehmend auf Rauber's Auffassung der Gastrulation sagt er: »Den Process der Umwachsung des Dotters durch den Keim bei den meroblastischen Eiern fasse ich überhaupt nicht als eine Gastrulabildung auf, ich finde gar keinen Anhaltspunkt für diese Parallele.« Ferner »der Process der Umwachsung hat die Bedeutung die Blastosphäre herzustellen, ist also mit der Phase der Blastulabildung des als Schema dienenden Eies von Amphioxus zu vergleichen.« Er weist darauf hin, dass vor der Herstellung einer vollständigen Blastosphäre bereits die Gastrulation in Form des schon beschriebenen Prostomas auftrate und nennt das von der Keimhaut umschlossene Loch, im Gegensatz zu der Rauber'schen Auffassung als Urmund, Blastotrema. Ueber das räumliche Verhältniss zwischen Prostoma und Blastotrema sagt er: »Bei Knochenfischen, Reptilien und Vögeln findet die Invagination in geringerem oder grösserem Abstände vom Blastodermrande resp. vom Blastotrema statt.« Fassen wir hier die Hauptgegensätze zwischen Kupffer und Rauber zusammen, so liegen dieselben vor Allem in der Auffassung der Gastrulation: während Rauber den ganzen Keimhautrand und den Primitivstreif als Urmund ansieht, scheidet Kupffer streng zwischen der Umwachsung des Dotters und der Einstülpung am Schwanzende des Embryos, bezeichnet den ersteren Vorgang als Blastosphärenbildung, den letzteren allein als Gastrulation. Uebereinstimmend mit Rauber nimmt er an, dass die Embryonalanlage, resp. der Primitivstreif, der »eine flache mediane Fortsetzung der Gastrulaeinstülpung« darstellt, ursprünglich wie bei Teleostiern randwärts auftrat, im Laufe der Phylogenie aber eine Wanderung nach der Mitte antrat; der grundsätzliche Unterschied besteht aber darin, dass

Rauber sagt, die Bildung gehe vom Rande aus, während nach Kupffer dieselbe wohl in der Nähe des Randes auftritt, zu demselben aber in keinerlei Beziehung steht.

Nach Kupffer hat auch Rückert (20, 21) Stellung zu der hier erörterten Frage genommen, er ging hiebei von seinen Studien über die Entwicklung der Selachier aus. Er bemerkt zu Abbildungen eines Stadiums, das eine Furchungshöhle zeigt, deren Decke von Ectodermzellen gebildet wird, während zahlreiche Merocyten sich am Boden derselben befinden (20): »Das meroblastische Ei der Selachier besitzt in diesem Stadium einen höchst einfachen, principiell von einem holoblastischen Ei im Stadium der Blastula nicht verschiedenen Bau: es stellt eine Blase dar, deren Dach von der Anlage des Ectoblast, deren Boden von der des Entoblast gebildet wird.« Er beschreibt hierauf die Gastrulation (20): »Der letzte und wichtigste Akt in der Bildung des unteren Keimblattes besteht darin, dass die von den Rändern aus aufgereichte Entoblastschicht, welche bisher am Boden der Blastulahöhle mit dem unterliegenden Dotter in Contact stand, sich von diesem ablöst und abhebt und dadurch zwischen sich und dem letzteren einen Hohlraum entstehen lässt, welcher die Urdarmhöhle darstellt. Durch diese Ablösung des Umschlagrandes kommt morphologisch derselbe Effect zu Stande, wie durch eine direkte Einstülpung, man kann sie geradezu als eine Pseudoinvagination bezeichnen.« »Würde die definitive Bildung des Entoblast, welche in einer Ablösung desselben vom Nahrungsdotter besteht, über die ganze Keimscheibe um sich greifen können, so würde diese einen höchst einfachen Bau erhalten, sie würde zu einer zweischichtigen, napfförmig eingestülpten Blase, zu einer Archigastrula werden. Bei unseren meroblastischen Selachiern aber kann diese Gastrulation aus naheliegenden Gründen nur in beschränkter Ausdehnung stattfinden. Sie verläuft hier gleichfalls vom Rande aus und wiederum ist es das hintere embryonale Ende, an dem sie nicht nur am frühesten, sondern bei weitem am ausgeprägtesten auftritt.« Schliesslich kommt er über die Grundzüge der Entwicklung der Selachier zu folgenden Schlüssen (20):

- »1. Das Properistoma ist in der gesamten Peripherie des Keims zu suchen. Es hat sich der ursprüngliche radiäre Typus der Gastrula hier noch deutlich erhalten.
2. Der Charakter des Urmundrandes aber ist an den einzelnen Abschnitten der Peripherie ein verschiedener. Je weiter nach vorn, auf um so niedrigerer Stufe der Ausbildung bleibt er stehen, während er hinten, im Bereich der sich bildenden Embryonalanlage, eine ganz besondere Entfaltung gewinnt.«

Diese asymmetrische Gastrula fasst er auf »als Ausdruck eines Rückbildungsprocesses, der durch die Erwerbung des Nahrungsdotters im Laufe der Phylogenie bedingt wurde. Diese Auffassung hält er auch für anwendbar auf die Entwicklung der Vögel. Er theilt den Urmund bei den Meroblastiern überhaupt in zwei Theile ein (20)

- »1. den Urmund im Bereich der gesonderten Embryonalanlage. Derselbe bewahrt die morphologischen Eigenschaften eines solchen am getreuesten, wie aus seinem Aufgehen in der Darmanlage und seiner Verbindung mit dem Neuralrohr hervorgeht.
2. den ausserembryonalen Urmund. Derselbe ist morphologisch hochgradig reduciert, führt aber die Umwachsung des Nahrungsdotters aus.

Beim Hühnchen ist der Rand in seiner ganzen Ausdehnung von vornherein in der sub 2 ange deuteten Richtung reduciert. Es kommt daher zu keiner Invagination und nur die Art der Entoblastbildung und die Umwachsung des Nahrungsdotters beweist die einstige Bestimmung dieses Randes. Will man aber hier deutlicher erhaltene Reste des Urmundes suchen, so muss man sich an die Stelle wenden, wo sich dieselben auch bei den Selachiern in ihrer grössten Reinheit bewahrt haben. Es ist dies der hintere Abschnitt der bei den höheren Meroblastiern in das Innere einbezogenen Embryonalanlage, wo solche ja in der That schon für alle Amnioten beschrieben worden sind.«

Man sieht aus Vorstehendem, dass der Standpunkt Rückert's dem Rauber's sehr nahe kommt. Es ist hier nicht der Ort, die vorgeführten Ansichten einer kritischen Erörterung zu unterziehen. Ich will lediglich die Beziehungen der hier beschriebenen Abnormität zu denselben feststellen. Zweifellos würde ein randständiges Auftreten der Embryonalanlage keiner der hier vorgeführten Theorien widersprechen. Die Auffassung Rauber's und Rückert's müsste darin ohne Weiteres einen Rückschlag auf primitive Verhältnisse erblicken, wo die Embryonalanlage noch nicht so weit nach vorne gezogen und ihrer ursprünglichen Bildungsstätte näher war. Dann müsste aber allerdings die Bildung vom Rande ausgehen und nicht bloß wie im vorliegenden Fall bloß nahe dem Rande auftreten.

Es gibt hier die schon für die Erklärung der einzelnen Gebilde in Anspruch genommene Ansicht Kupffer's auch für die excentrische Lage eine bessere Erklärung, da er ja auch eine Wanderung der Embryonalanlage vom Rande nach der Mitte zu annimmt. Es würde dann die Analogie mit der von ihm beschriebenen ersten Entwicklung der Teleostier eine sehr vollständige sein: hier wie dort in der Nähe des Blastodermrandes ein Prostoma, vor demselben eine Primitivrinne, vor dieser endlich ein heller Schild als die Stelle der ersten Anlage des Embryos.

Nachdem aber nach der oben schon erwähnten Stellung der Knochenfische an eine Bezugnahme auf die Ontogenie derselben nicht gedacht werden kann, wenn es sich darum handelt, eine Abnormität an der Keimscheibe der Vögel palingenetisch zu erklären, und nachdem bei den bisher ontogenetisch bekannten Reptilien eine derartige Randstellung des Prostoma nicht angetroffen worden ist, lässt sich der vorliegende Fall der excentrischen Lage eines sonst normalen Primitivstreifs zur Zeit überhaupt nicht mit Bestimmtheit als Rückschlag, als atavistische Erscheinung erklären, wohl aber mit grosser Wahrscheinlichkeit. Denn mit guten Gründen haben die vorher von mir citirten Theorien den Primitivstreif des Vogeleies als den allmählig im Laufe der Phylogenie vom Rande her gegen die mittlere

Region der Keimscheibe verlagerten Urmund aufgefasst und mit dieser Auffassung steht es in bester Uebereinstimmung, wenn, wie in dem von mir beschriebenen Falle, ein vollwerthiger Primitivstreif abnormer Weise hart am Rande der Keimscheibe eines Vogeleies angetroffen wird.

Schliesslich ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor von Kupffer und Herrn A. A. Böhm auch an dieser Stelle für die mir zu Theil gewordene Unterstützung und Anregung herzlichen Dank auszusprechen.



Literatur.

- 1) W. His, Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig 1874.
- 2) W. His, Untersuchungen über die Entwicklung von Knochenfischen, besonders über diejenige des Salmens. Zeitschr. f. Anat. und Entw. I. Bd. 1876.
- 3) A. Rauber, Ueber die Stellung des Hühnchens im Entwicklungsplan. 1876.
- 4) A. Rauber, Primitivrinne und Urmund. Morph. Jahrb. 1876.
- 5) A. Rauber, Primitivstreifen und Neurula der Wirbelthiere in normaler und pathologischer Beziehung. Leipzig 1877.
- 6) A. Rauber, Die Theorien der excessiven Monstra. Leipzig 1877.
- 7) Kupffer u. Benecke, Die ersten Entwicklungsvorgänge am Ei der Reptilien. Königsberg 1878.
- 8) A. Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1879.
- 9) C. Kupffer, Die Entstehung der Alantois und die Gastrula der Wirbelthiere. Zool. Anz. 1879.
- 10) A. Rauber, Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbelthieren. Morph. Jahrb. Bd. V. 1879.
- 11) A. Rauber, Die Lage der Keimpforte. Zool. Anz. Bd. 2. 1879.
- 12) Balfour, Lehrbuch der vergleichenden Embryologie. 1880.
- 13) A. Rauber, Die Gastrula der Wirbelthiere und die Alantois. Zool. Anz. Bd. 3. 1880.
- 14) Balfour and Deighton. A renewed Study of the Germinal Layers of the Chick. 1882.
- 15) C. O. Whitmann, A Rare Form of the Blastoderm of the Chick and its Bearing on the Question of the Formation of the Vertebrate Embryo. Quaterly Journal of Micr. Science. Vol. XXIII. London 1883.
- 16) Gasser, Beiträge zur Kenntniss der Vogelkeimscheibe. Arch. f. Anat. u. Entw. Gesch. 1882.

- 17) Duval, De la Formation du blastoderm dans l'oeuf d'oiseau. Annales des sciences naturelles. 52 année, VI. Serie. T. XVIII. Nr. 1, 2, 3. Paris 1884.
- 18) C. Kupffer, Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. Archiv für Anat. u. Entw. Gesch. 1882. Forts. 1884.
- 19) Kollmann, Gemeinsame Entwicklungsbahnen der Wirbelthiere. Arch. f. Anat. u. Phys. 1885. Juliheft.
- 20) J. Rückert, Zur Keimblattbildung bei Selachiern. Ein Beitrag zur Lehre vom Parablast. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. für Morph. u. Phys. in München. 1885.
- 21) J. Rückert, Ueber die Anlage des mittleren Keimblattes und die erste Blutbildung bei Torpedo. Anat. Anz. II. Jahrg. 1885. Nr. 4.

Tafel-Erklärung.

A. p. = Area pellucida	B. = Blastoderm.
A. o. = Area opaca	P. = Paraderm.
P. R. = Primitivrinne.	Pb. = Parablastzellen.
P. W. = Primitivwülste.	D. = Dotter.
P. S. = Primitivstreif.	M. = Mesoderm.
S. R. = Sichelrinne.	U. = Uebergangsbogen der
M. P. = Medullarplatte.	Primitivwülste.

- Fig. 1 Flächenansicht, 15fache Vergrößerung.
- „ 2 Schematische Darstellung mit Berücksichtigung der Querschnitte. 15fache Vergrößerung.
- „ 3—10 Querschnitte. 106fache Vergrößerung.
- „ 11 Querschnitt. 26fache Vergrößerung.
- „ 12—13 Querschnitte vom Falle Böhm's. 106fache Vergrößerung.



